© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Evolution, Migration und Klimageschichte in den Alpen am Beispiel der Bären (Ursidae, Mammalia)

G. Rabeder

Abstract: **Evolution and migration of bears and the climatic history in the Alpine region**. The discovery of cave bear-diversity in the Alps is based on excavations in two caves in Upper Austria. Via analysis of mitochondrial DNA three different evolutionary lineages were discovered, which differ only in their morphodynamic indices because of unequal parallel evolution.

The former model of distribution of brown bears and cave bears in the Alps can be announced with migration events, several of them are dated. Possible coherences between climatic changes and migration will be discussed.

Key words: Cave bears, brown bears, migration, Totes Gebirge.

Entdeckung der Vielfalt

Vor 80 Jahren gab es nur eine vage Vermutung. Der Paläontologe Kurt Ehrenberg hatte im Jahre 1925 in der in 2250 m hochgelegenen Schreiberwandhöhle am Dachstein gegraben und zahlreiche Zähne und Knochen eines kleinwüchsigen Bären gefunden (Ehrenberg 1929). Im Vergleich mit den Höhlenbärenresten aus der Drachenhöhle bei Mixnitz fiel ihm auf, dass die Reste aus dieser Dachsteinhöhle nicht nur viel kleiner sondern auch primitiver waren als die entsprechenden Stücke aus der Drachenhöhle. Wie war diese „hochalpine Kleinform", wie er sie nannte, zu erklären? Die geringere Körpergröße könnte man als Anpassung an die viel schlechteren Lebensbedingungen im Hochgebirge deuten: die Sommer waren viel kürzer, die Winter viel länger; das bedeutet für einen reinen Pflanzenfresser, wie es der Höhlenbär war, dass er im Hochgebirge eine wesentlich kürzere Fressphase hatte, aber einen längeren Winterschlaf als seine Artgenossen im Tiefland und Mittelgebirge.

Damit aber nicht zu erklären waren die urtümlichen Züge im Gebiss. Stammt der Dachsteinbär aus einer älteren Warmzeit als der Bär der Drachenhöhle? Darauf konnte damals keine Antwort gegeben werden, weil die Methoden der absoluten Datierung noch nicht entwickelt waren. Die Reste von Bären und anderen Großsäugern der alpinen Höhlen wurden zeitlich allgemein der Riss/Würm-Warmzeit zugeordnet, die man nun in den Zeitraum von 130.000 bis 120.000 Jahre vor heute setzt. Wer das geringere Evolutionsniveau der „hochalpinen Kleinformen" mit einem höheren geologischen Alter begründen wollte, musste diese Bärenreste einem noch älterem Interglazial etwa dem Mindel/Riss zuordnen, weil das damals gültige quattuorglaziale (vierteilige) Gliederungssystem (Günz, Mindel, Riss, Würm) von A. Penck keine andere Deutung zuließ. Obwohl Kurt Ehrenberg bei den Grabungen (1939 bis 1964) in der auf 2000 m gelegenen Salzofenhöhle wieder auf diese kleine Bärenform stieß, war an eine taxonomische Konsequenz damals nicht zu denken. Der sogenannte „alte" Bärenstammbaum (Abb. 3) behielt noch lange seine Gültigkeit.

Erst die Grabungen in der Ramesch-Knochenhöhle (1960 m) brachten den Umschwung und neue Impulse in die Problematik der hochalpinen Höhlenbären. Erstmals wurden die Unterschiede zwischen den Höhlenbärenfaunen quantitativ ausgewertet, zunächst für die Fauna der Drachenhöhle von Mixnitz im Vergleich zur Rameschfauna. Als besonders aussagekräftig wurde die Morphologie der Prämolaren (P4 im Ober- und p4 im Unterkiefer) erkannt (Rabeder 1983). Durch die Entwicklung einer morphostatistischen Methode war es möglich, die beträchtlichen Unterschiede zwischen den Faunen zu erfassen. Die Bären der Drachenhöhle waren nicht nur um fast zehn Prozent größer sondern in der Evolution der P4 und p4 um so viel weiter fortgeschritten als die Rameschbären, dass zunächst die Möglichkeit wieder diskutiert wurde, ob hier ein beträchtlicher Altersunterschied der beiden Faunen vorläge. Es war ein besonders glücklicher Umstand, dass etwa in der gleichen Zeit die Methoden der absoluten Datierung von fossilen Knochen einen Quantensprung erlebten. Durch die Zusammenarbeit zwischen den Instituten für Isotopenforschung und Kernphysik (P. Hille, E. Wild) sowie für Paläontologie der Universität Wien war es plötzlich

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 745-752

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Die Ramesch-Knochenhöhle in der Nordwand des Ramesch (Warscheneckgruppe).

Abb. 2: Der Haupteingang der Gamssulzenhöhle (Warscheneckgruppe).

möglich, nicht nur mit der Radiokarbon-Methode bis auf 50.000 Jahre zurück, sondern mit der Uran-Serien-Methode bis weit in das Mittelpleistozän zurück zu datieren.

Die Überraschung war groß, als sich herausstellte, dass die meisten Schichten der Ramesch-Knochenhöhle im Mittelwürm (vor 65.000 bis 31.000 Jahren) abgelagert worden waren. Die Bären der Rameschhöhle können daher nicht um so viel älter sein als die Mixnitzer Bären, dass die Evolution derartige Unterschiede hervorgebracht hätte.

Die Höhlenbären bewohnten also das Hochgebirge in einer Zeitspanne, die man bis dahin höchstens für mäßig warm gehalten hatte. Ein kälteres Klima als heute würde die Höhle aber vereisen lassen, weil schon die heutige Temperatur das ganze Jahr nur 2 °C beträgt. Andererseits wären die Äsungsmöglichkeiten für die Bären noch wesentlich schlechter gewesen als heute: Höhlenbären waren Pflanzenfresser, die es vor allem auf hochwertige alpine Kräuter abgesehen hatten, wie sie heute 400 bis 500 Höhenmeter unter der Höhle wachsen. Die heutige Umgebung der Ramesch-Knochenhöhle besteht aus nacktem Fels mit spärlichem Grasbewuchs und Latschenstreifen. Dass die Bären die Höhle nicht nur im Winter zum Schlafen aufgesucht haben, beweisen die großen Mengen von Milch-Eckzähnen, welche die Jungbären im 2. Sommer ihres Lebens während der Fressphase verlieren.

Die Diskussion über die taxonomische Stellung der Hochgebirgs-Höhlenbären kam dadurch wieder in Gang. Solange die großen, hoch entwickelten Bären nur aus dem Grazer Bergland bekannt waren, bestand noch die Möglichkeit, die morphologischen Differenzen durch die regionale Trennung der beiden Höhlenbären-Gruppen (über längere Zeit?) als Ursache zu vermuten.

Durch die Grabungsergebnisse in der Gamssulzenhöhle (1988 bis 1991) wurden wir eines Besseren belehrt. Diese Höhle wurde über einen Zeitraum von mindestens 25.000 Jahren von sehr großen, hoch evoluierten Höhlenbären bewohnt, die den Mixnitzer Bären nahe stehen. Damit hat der „Gamssulzenbär“, wie wir ihn nun nennen, über fast 20.000 Jahre im gleichen Gebiet gewohnt wie der „Rameschbär“. Die beiden Höhlen liegen nicht nur im gleichen Gebirge sondern direkt übereinander. Ein geübter Wanderer kann die Strecke von 700 Höhenmetern von der Rameschhöhle bis zur Gamssulzenhöhle in zwei Stunden bewältigen, für einen Bären war das natürlich keine trennende Distanz. Die beiden Bärengruppen müssen sich im Weidegebiet begegnet sein, haben sich aber offensichtlich nicht vermischt. Wären Kreuzungen erfolgt, gäbe es keine messbaren morphologischen Unterschiede.

Schon damals (1995) wurde die Möglichkeit einer artlichen Trennung (Rameschbär und Gamssulzenbär als zwei Species) in Erwägung gezogen (Speziationshypothese). Als Erklärung wurden zwei Denkmodelle vorgestellt (RABEDER 1995: 81) „Auch zu anderen absolut datierten Bärenfaunen des Mittelwürm bestehen ungewöhnliche Evolutionsunterschiede, die nur dadurch erklärt werden können, daß entweder die Evolution in diesem Zeitbereich sprunghaft verlief (**Saltationshypothese**) oder eine hochevoluierte Bärenpopulation aus einem bisher noch unbekannten Areal in die Ostalpen vorstieß (**Immigrationshypothese**).“

Neun Jahre später konnte die erst genannte Hypothese verworfen werden, die zweite jedoch bekam den

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Charakter einer ernst zu nehmenden Theorie. Das war nur durch einen völlig neuen Zugang zu den stammesgeschichtlichen Problemen möglich: durch die Analyse der fossilen DNA.

Die Verwandtschaft von taxonomischen Gruppen (Gattungen, Arten) lässt sich genetisch an der sogenannten mitochondrialen DNA überprüfen. Die Sequenzierung kennzeichnender Abschnitte ist nicht nur bei rezenten Organismen sondern in beschränktem Ausmaß auch bei Fossilien möglich. Voraussetzung ist eine gute Erhaltung von Eiweißstrukturen in Knochen und Zähnen, wie das besonders bei Funden aus Höhlen der Fall ist. Für viele fossile Bärenreste aus Höhlen kann nicht nur das verbliebene Kollagen für die Radiokarbondatierung verwendet werden, es ist auch möglich, die sogenannte „fossile DNA" zu entschlüsseln und für phylogenetische Zwecke zu nutzen.

Die Lösung der Problematik rund um die „hochalpine Kleinform" der Höhlenbären verdanken wir dem Institut für evolutionäre Anthropologie der Max Planck-Gesellschaft in Leipzig (M. Hofreiter), wo die Proben analysiert wurden. Aus zahlreichen Zahn- und Knochenfragmenten von alpinen Höhlen konnte verwertbares Genmaterial gewonnen werden, das untereinander und mit schon vorhandenen Sequenzen aus Höhlen Deutschlands und Frankreichs verglichen wurde.

Weniger überraschend als befriedigend war die Bestätigung, dass die Bären der Gamssulzenhöhle einer anderen Art angehören als die Rameschbären. Die beiden Linien haben sich vor etwa 600.000 Jahren von einander getrennt. Unerwartet jedoch war ein weiteres Resultat: im Mittelwürm gab es in den Alpen noch eine dritte Bärenform, die zunächst nur aus der Conturineshöhle (2800 m) in den Dolomiten bekannt war (HOFREITER et al. 2002, HOFREITER 2004, RABEDER et al. 2004, RABEDER & HOFREITER 2004). Und alle drei Gruppen waren in unterschiedlichem Grad vom typischen Höhlenbären, *Ursus spelaeus*, verschieden. Das Ausmaß dieser genetischen Unterschiede wird beim sogenannten „genetischen Stammbaum" benutzt, um die möglichen verwandtschaftlichen Beziehungen zu charakterisieren.

Um diesem Stammbaum gerecht zu werden, wurden im Jahre 2004 drei neue Höhlenbären-Taxa errichtet) und der schon lange bekannten Art *U. spelaeus* gegenübergestellt:

Ursus spelaeus spelaeus ROSENMÜLLER, 1794; Typischer Höhlenbär, Typuslokalität Zoolithenhöhle, 437 m, Fränkische Alb;

Ursus spelaeus eremus RABEDER et al., 2004; „Rameschbär", Typuslokalität Ramesch-Knochenhöhle, 1960 m, Totes Gebirge;

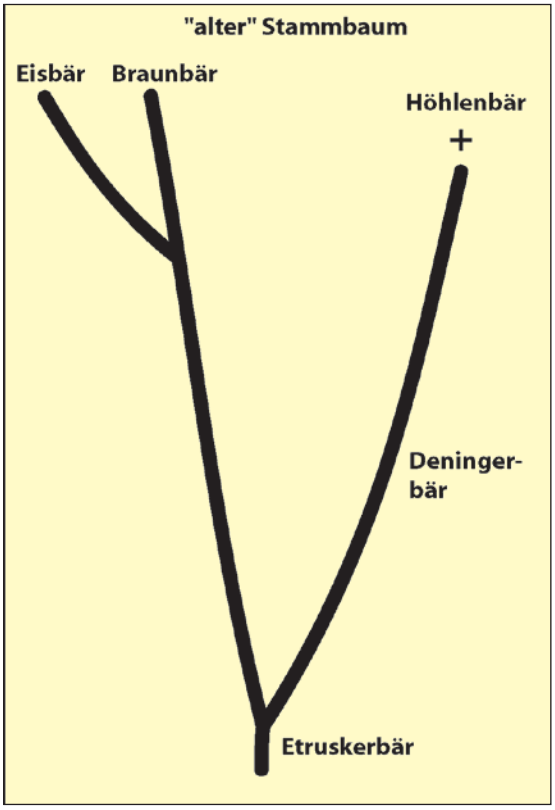

Abb. 3: Der „alte" Stammbaum der Braun- und Höhlenbären (Grafik: N. Kavcik).

Ursus spelaeus ladinicus RABEDER et al., 2004; „Conturinesbär", Typuslokalität Conturineshöhle, 2800 m, Dolomiten;

Ursus ingressus RABEDER et al., 2004; „Gamssulzenbär", Typuslokalität Gamssulzenhöhle, 1300 m, Totes Gebirge.

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, dass wir den Ramesch- und den Conturinesbären ursprünglich nur als Unterarten des typischen Höhlenbären angesehen haben, weil die genetischen Distanzen zwischen den drei Taxa relativ gering d.h. nicht größer als zwischen den rezenten Braunbären-Unterarten sind.

Ein Jahr später kam es zur nächsten Sensation (RABEDER et al. 2005). Die DNA-Sequenzen von *Ursus s. ladinicus* wurden in Knochenresten aus der Brieglersberghöhle bei Tauplitz im Toten Gebirge gefunden! Vor 50.000 Jahren lebte auf dem riesigen Plateau neben dem Rameschbären auch der Conturinesbär. Die Brieglersberghöhle (1960 m) liegt etwa in der gleichen Höhe wie die Ramesch-Knochenhöhle und die Salzofenhöhle, aus denen bisher nur der Rameschbär nachgewiesen werden konnte. Da es auch hier offensichtlich zu keinen Vermischungen gekommen ist, kann davon ausgegangen werden, dass diese beiden Bärengruppen genetisch so weit auseinander liegen, dass sie als eigene Arten betrachtet werden können: *Ursus eremus* und *U. ladinicus*.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

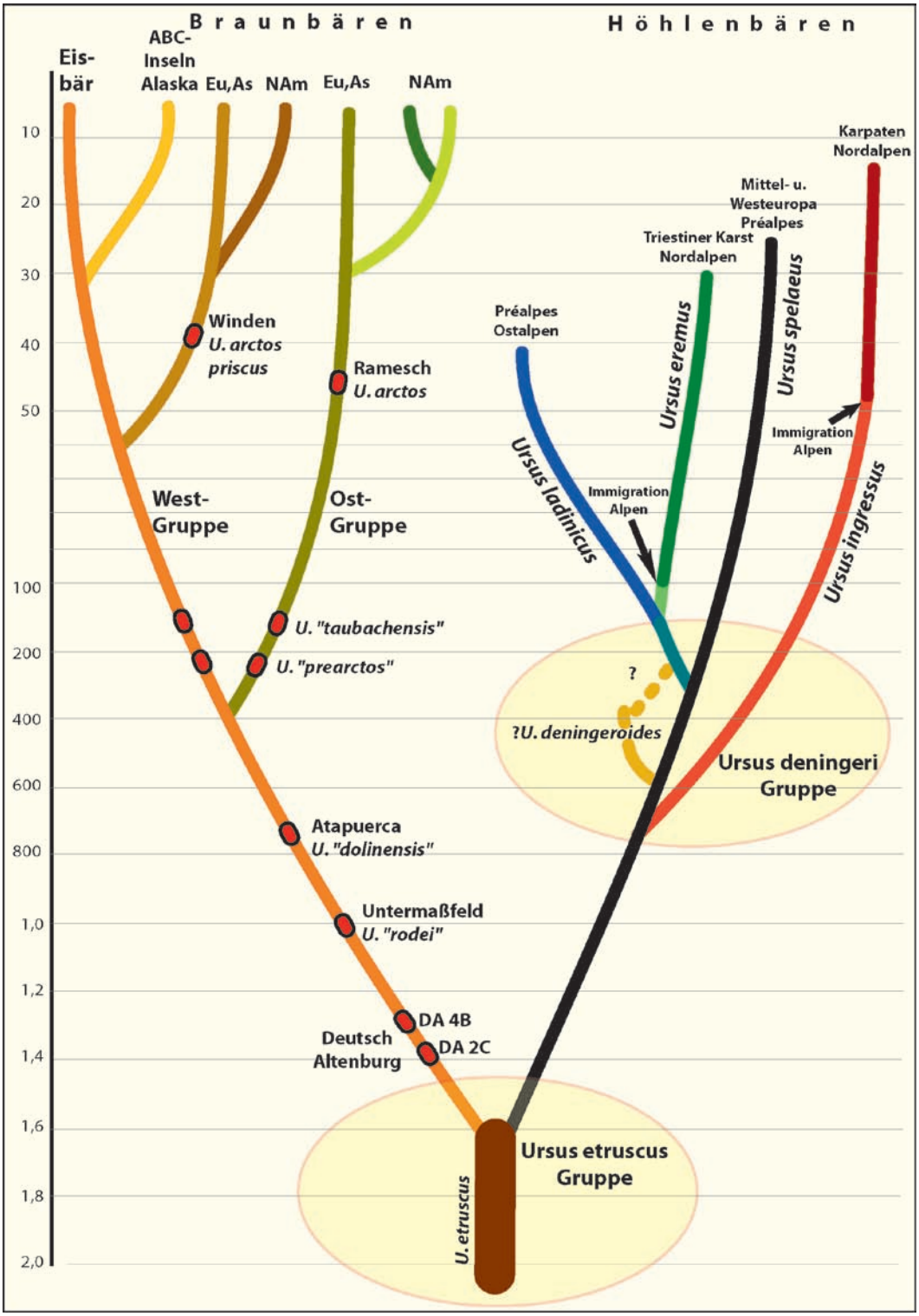

Abb. 4: Der neue Stammbaum der Braun- und Höhlen-Bären (Grafik: N. Kavcik, Entwurf: G. Rabeder).

Parallel, doch ungleich schnell, oder…

… so kann man den Modus der Evolution in den verschiedenen Linien der Höhlenbären-Entwicklung charakterisieren. Auch wenn sich die einzelnen Fossil-Assoziationen in statistischen Werten deutlich unterscheiden, z. B. in den Mittelwerten und Variationsbreiten, aber vor allem in den diversen morphodynamischen Indices der Zähne und Metapodien, die Zuordnung von Einzelstücken oder auch Fossilpopulationen mit geringen Stückzahlen (n < 20) zu den Taxa der Höhlenbärengruppe stößt auf große Schwierigkeiten. Bis jetzt sind keine eindeutigen Merkmale bekannt, nach denen eine Zuordnung zu den drei Höhlenbärenarten (*U. ladinicus*, *U. eremus* und *U. ingressus*) erfolgen kann. Die unterschiedliche Körpergröße ist von der Hö-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

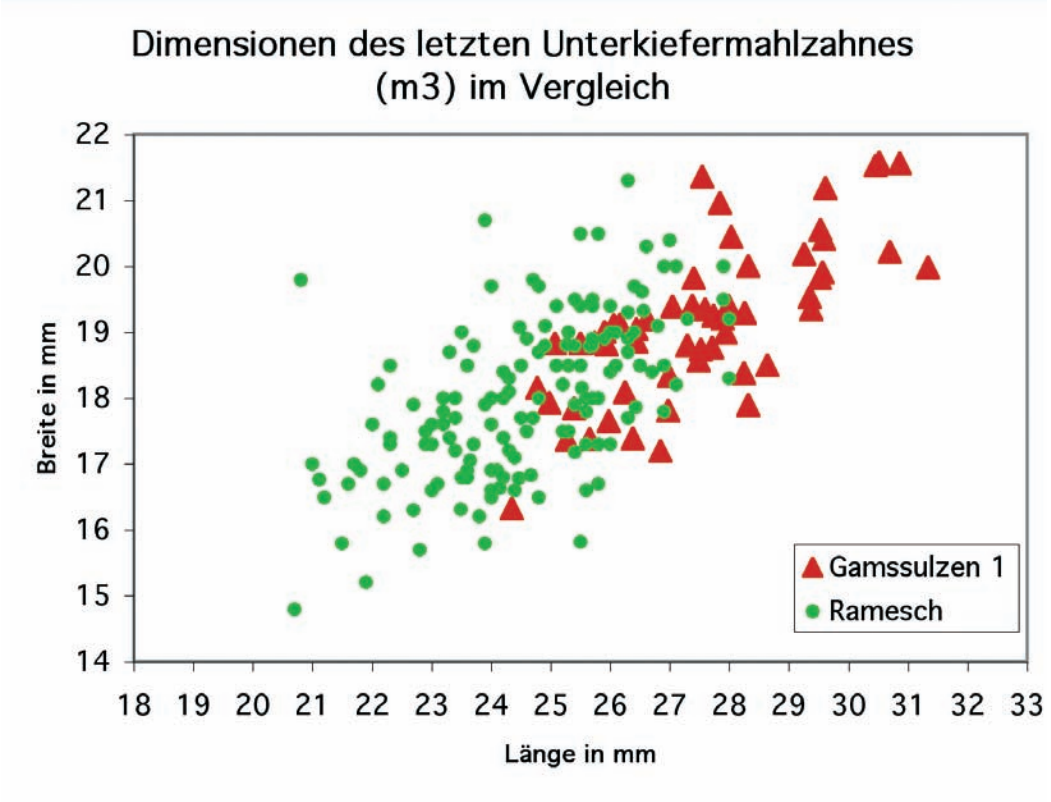

Abb. 5: Größenvergleich der m3 aus der Rasmesch-Knochenhöhle und aus der Gamssulzenhöhle.

henlage abhängig, außerdem überlappen sich die Dimensionen der männlichen hochalpinen Exemplare und die der weiblichen Knochen und Zähne aus tiefer gelegenen Höhlen.

Bessere Möglichkeiten bieten die morphodynamischen Indices besonders der P4 sup. und p4 inf. sowie der M2 sup. und m2 inf. Damit können die etwa gleich alten Faunen des Mittelwürms unterschieden werden (RABEDER & HOFREITER 2004, RABEDER et al. 2005). Fragen wir jedoch nach den Wurzeln dieser drei Gruppen, stoßen wir sofort auf das Problem „Parallelevolution". Alle diese Indices (vgl. RABEDER 1999) verändern sich im Laufe der Zeit in allen Linien, nur in unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Die Indices der Prämolaren (p4-, P4- und P4/4-Index) wachsen in der *U. ingressus* am schnellsten, der Enthypoconid-Index des m2 inf. entwickelt sich in der *U. ladinicus*-Gruppe am raschesten. Auch in der Verplumpung der Extremitätenknochen und in der Reduktion der medialen Finger- und Zehenstrahlen weicht der Gamssulzenbär am stärksten von den gemeinsamen Vorfahren (*U. deningeri*-Gruppe) ab, der Rameschbär am wenigsten. Wir können zwar innerhalb der Deningeri-Gruppe verschiedene Evolutionsniveaus unterscheiden, eine direkte phylogenetische Verbindung von den mittelpleistozänen *U. deningeri* bzw. *U. deningeroides* (z. B. Hundsheim, Repolusthöhle, Vindija) zu den jungpleistozänen Höhlenbärenformen ist derzeit noch nicht möglich, weil die DNA-Methode bis jetzt noch nicht so weit zurück reicht.

Migrations-Ereignisse

Die geographische Verbreitung der großen Bären lässt sich nur durch mehrfache Wanderungen erklären, das gilt für die alpinen Höhlenbären und fossilen Braunbären ebenso wie für die rezenten Braunbären. Es gab Immigrationen, Überschichtungen, Konkurrenzverhalten und Verdrängungen.

Die Braunbären sind heute über die ganze Paläarktis verbreitet, vom Polargebiet bis in die Subtropen. Man hat zahlreiche geographische Unterarten aufgestellt, die sich vor allem in den Dimensionen, in Allometrien am Schädel und in der Fellfärbung unterscheiden. Moderne Untersuchungen der mitochondrialen DNA haben ergeben, dass es zwei große Gruppen von Braunbären gibt (TABERLET & BOUVET 1994), die als „Westgruppe" und „Ostgruppe" bezeichnet werden, die ihrerseits wieder aufgespaltet sind. Nach den „genetischen Distanzen" muss die gemeinsame Wurzel-Gruppe mindestens vor 300.000 Jahre, das heißt im frühen Mittelpleistozän gelebt haben.

Für Nordamerika sind die Einwanderungswellen aus Asien gut datiert. Die erste Welle erfolgte vor 50.000 Jahren (wahrscheinlich um 65.000 Jahre vor heute). Angehörige beider Gruppen wanderten ein (BARNES et al. 2002). Eine zweite Einwanderungsphase begann nach dem Zurückweichen der Eismassen nach 21.000 Jahren v.h.; wieder gelangten Immigranten von beiden Gruppen nach Alaska.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

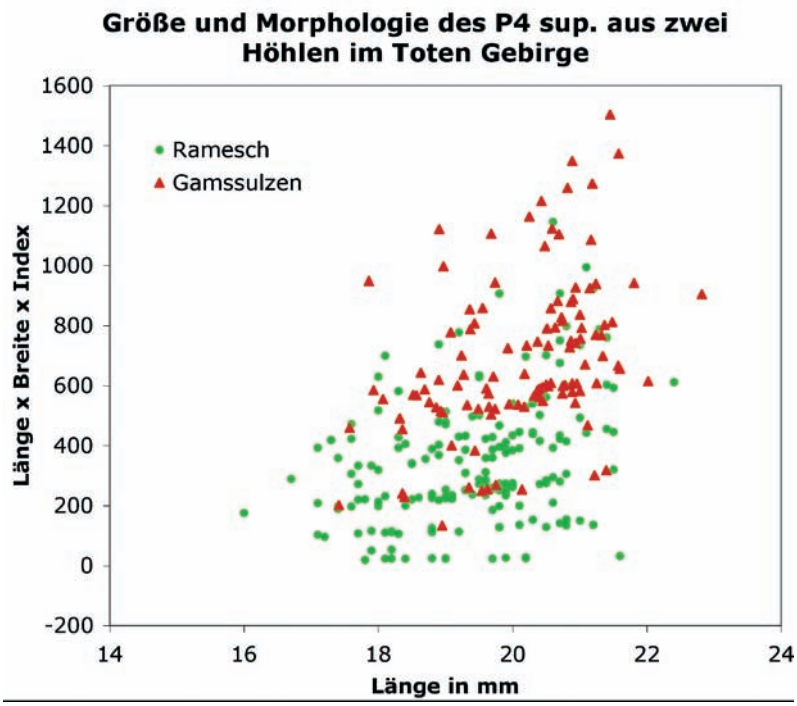

Abb. 6: Vergleich der Dimensionen und des morphodynamischen Index der P4 sup. (Oberkiefervormahlzähne) aus der Ramesch-Knochenhöhle und der Gamssulzenhöhle.

Für Diskussion über den Zusammenhang zwischen DNA und taxonomischen Status sorgte das überraschende Ergebnis, dass die Eisbären genetisch nur einem Seitenzweig der „Westgruppe" entsprossen sind, obwohl *Ursus maritimus* in Morphologie und Verhalten so weit von den Braunbären abweichen, dass er als eigenständige Spezies gilt.

Auch in Europa sind beide Braunbärengruppen nachgewiesen worden. Zur „Westgruppe" gehören die rezenten Braunbären der Alpen, Pyrenäen und Abruzzen sowie der Balkanländer, aber auch in den südlichen Gebieten Skandinaviens ist die DNA dieser Gruppe festgestellt worden. Zur „Ostgruppe" sind die Bären der Karpaten sowie Nordskandinaviens zu zählen, in Rumänien überlappen sich beide Gruppen. Derzeit lässt sich dieses komplizierte Verbreitungsmuster nicht erklären. Im Mittelwürm waren beide Gruppen in den Alpen präsent: in der Ramesch-Knochenhöhle ist ein Vertreter der Ostgruppe nachgewiesen worden, er lebte hier vor rund 50.000 Jahren, während in der Windener Bärenhöhle (Burgenland) ein „Westler" vor rund 40.000 Jahren gelebt hat (HOFREITER et al. 2004b). Um die Wanderungen der Braunbären verstehen zu können, bedarf es noch vieler DNA- und C14-Daten.

In der Geschichte der Höhlenbären lässt sich ein Ereignis gut fassen. Es ist die Einwanderung von *U. ingressus* vor etwa 50.000 Jahren in den Alpenbereich. Wahrscheinlich aus dem Osten kommend wanderte dieser große und plumpe Bär in den Ostalpenraum ein und „besetzte" Territorien, die vorher nur vom *U. eremus* bewohnt war.

Konkurrenz

Höhlenbären waren reine Pflanzenfresser. Das erkennen wir nicht nur am Gebiss sondern auch an den Isotopenverhältnissen (Stickstoff 15N, und Kohlenstoff 13C) in den fossilen Knochen (BOCHERENS 2004).

Einwandernde Höhlenbären stoßen daher auf Konkurrenten, sowohl bei der Nahrung als auch bei den Überwinterungsplätzen. Die Frage: „wie reagiert der angestammte Bär auf die Immigration einer größeren und kräftigeren Art, die ihm Futter und Lagerplatz streitig macht?" können wir am Beispiel zweier fossilreicher Höhlen beantworten (RABEDER 1999). Im zwei Meter mächtigen Profil der Ramesch-Knochenhöhle ist in den unteren Schichten eine allgemeine Zunahme der Dimensionen und morphologischen Indices festzustellen. Ab einer Tiefe von 50 cm unter Nullniveau ist eine Abnahme der Mittelwerte von Länge und Breite der Zähne zu konstatieren, auch das morphodynamische Evolutionsniveau geht deutlich zurück. Ist das die Antwort auf die „feindliche Übernahme" der günstigsten Weidegebiete in gemäßigten Höhenlagen? Wurde der Rameschbär in höhere Lagen zurückgedrängt, wo die Sommer kürzer und die Winter länger sind als in den tiefer gelegenen Vegetationsräumen?

Ganz ähnliche Phänomene sind in der Herdengelhöhle bei Lunz (Niederösterreich) zu erkennen. Zunächst d. h. vor ca. 50.000 Jahren kam es zur Reduktion der Dimensionen und der meisten morphodynamischen Indices (RABEDER 1999: 94-96) im Schichtpaket 3, die nach der DNA-Analyse nur Reste von *U. eremus* enthält, während in den hängenden Schichten 4 bis 6 nur noch der eingedrungene *U. ingressus* vorkommt.

Deutung: In beiden Fällen dürften die Populationen des Rameschbären (*U. eremus*) auf das Eindringen des Konkurrenten *U. ingressus* mit Verringerung der Dimensionen reagiert haben, weil sie in schlechtere Weidegründe abgedrängt worden sind. Das Evolutionsniveau des Gebisses ging zurück, weil die Optimierung des Kauapparats gegenüber anderen Faktoren wahrscheinlich an Bedeutung verlor. Im Beispiel der Ramesch-Knochenhöhle wurde der Rameschbär durch den Gamssulzenbären aus den günstigeren Äsungsgebieten aber nicht aus der Höhle verdrängt. Beide Arten lebten mindesten 15.000 Jahre im gleichen Gebiet, der Rameschbär verschwand um 30.000 Jahre vor heute auf Grund der Klimaverschlechterung, während der Gamssulzenbär in den tiefer gelegenen Räumen noch bis 25.000 Jahre vor heute gelebt hat.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

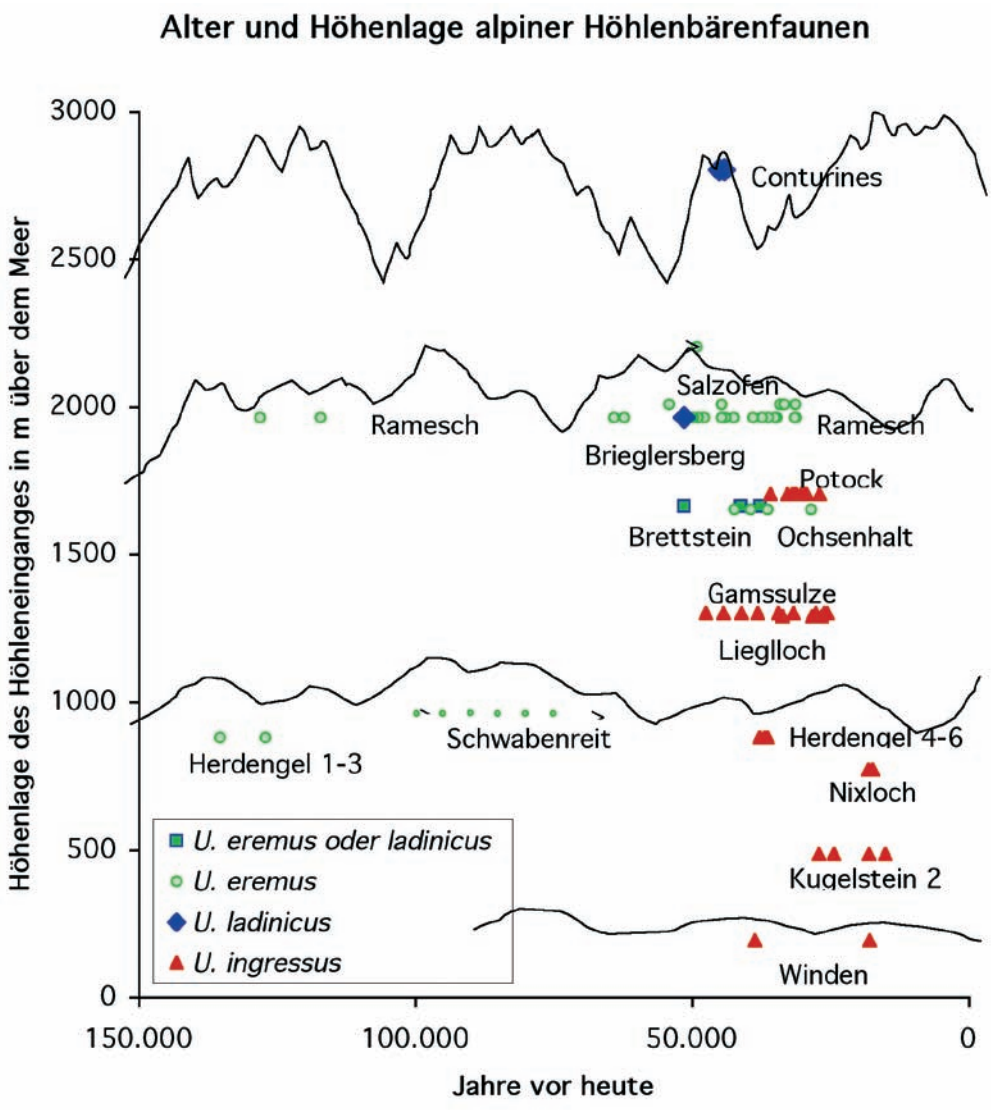

Abb. 7: Absolut datierte und DNA-analysierte Höhlenbärenfaunen der Ostalpen in Beziehung zur Höhenlage der Höhleneingänge.

Im Falle der Herdengelhöhle zeichnet sich ab, dass der Gamssulzenbär den Rameschbären auch aus der Höhle verdrängt hat. Ob sich *U. eremus* in der weiteren Umgebung von Lunz in höher gelegenen Gebieten (z.B. am Dürrenstein-Plateau) noch länger gehalten hat, lässt sich heute auf Grund fehlender Fundstellen noch nicht sagen.

Zusammenfassung

Die Entdeckung der Höhlenbären-Vielfalt in den Alpen beruht auf den Grabungen in zwei oberösterreichischen Höhlen. Bis jetzt wurden durch die Analyse der mitochondrialen DNA drei unterschiedlichen Evolutionslinien entdeckt, die sich morphologisch wegen der unterschiedlich rasch verlaufenden Parallelevolutionen nur an morphodynamischen Indices unterscheiden lassen.

Das einstige Verbreitungsmuster von Braunbären und Höhlenbären in den Alpen lässt sich nur durch Migrationserreignisse erklären, die z.T. datiert werden konnten. Mögliche Zusammenhänge zwischen Klimaveränderungen und Migrationen werden diskutiert.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

BARNES I., MATHEUS P., SHAPIRO B., JENSEN D. & A. COOPER (2002): Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. — Science **295**: 2267-2270.

BOCHERENS H. (2004): Cave bear palaeoecology and stable isotopes: checking the rules of the game. — In: PHILIPPE M., ARGANT A. & J. ARGANT (Eds), Proceedings of the 9th International Cave Bear Conference, Cahiers scientifiques du Centre de Conservation et d'Etude des Collections (Muséum d'Histoire naturelle de Lyon) Hors Série **2**: 183-188.

DÖPPES D. & G. RABEDER (Hrsg.; 1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **10**: 267.

EHRENBERG K. (1929): Die Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schreiberwandhöhle am Dachstein. — Paläont. Z. **11** (3): 261-268.

HILLE P. & G. RABEDER (Hrsg.; 1986): Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. — Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss. **6**: 1-66.

HOFREITER M., CAPELLI C., KRINGS M., WAITS L., CONARD N., MÜNZEL S., RABEDER G., NAGEL D., PAUNOVIC M., JAMBRESIC G., MEYER S., WEISS G. & S. PÄÄBO (2002): Ancient DNA Analyses Reveal High Mitochondrial DNA Sequence Diversity and Parallel Morphological Evolution of Late Pleistocene Cave Bears. — Molecular Biology and Evolution **19** (8). Lawrence: 1244-1250.

HOFREITER M., RABEDER G., JAENICKE-DESPRÉS V., WITHALM G., NAGEL D., PAUNOVIC M., JAMBRESIC G. & S. PÄÄBO (2004a): Evidence for Reproductive Isolation between Cave Bear Populations. — Current Biol. **14**. Elsevier Sci. Ltd: 40-43.

HOFREITER M., SERRE D., ROHLAND N., RABEDER G., NAGEL D., CONARD N., MÜNZEL S. & S. PÄÄBO (2004b): Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. — Proc. Nat. Acad. Sci (PNAS) **101** (35): 12963-12968.

RABEDER G. (1983): Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Bakkenzähne. — Die Höhle **34** (2): 67-85.

RABEDER G. (Hrsg.; 1995): Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **9**: 1-133.

RABEDER G. (1999): Die Evolution des Höhlenbärengebisses. — Mitt. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. **11**: 1-102.

RABEDER G. & M. HOFREITER (2004): Der neue Stammbaum der Höhlenbären. — Die Höhle **55** (1-4): 58-77.

RABEDER G., HOFREITER M., NAGEL D. & G. WITHALM (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). — Cahiers scientif. / Dép. Rhône - Mus. Lyon, Hors **2**: 49-67.

RABEDER G., HOFREITER M. & E. WILD (2005): Die Bären der Brieglersberghöhle (1625/24). — Die Höhle **56** (1): 36-43.

TABERLET P. & J. BOUVET (1994): Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *U. arctos* in Europe. — Proc. Royal Soc. London **255**: 195-200.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Gernot RABEDER
Institut für Paläontologie
Geozentrum, Universität Wien
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria
E-Mail: gernot.rabeder@univie.ac.at